placements verticaux, complémentaire de l'affaissement lent que nous décrivions tout à l'heure, et alors d'autres péripéties se sont produites. Peu à peu, le massif stratifié exposé par sa partie supérieure à l'érosion atmosphérique s'est lentement décapé : il a perdu d'abord les sables du Soissonnais qui le couronnaient, puis les couches daniennes, et la craie a été dissoute partiellement par la pluie. Nous la voyons dans cet état dans bien des localités autour de Boulogne et par exemple à Wizerne, et alors la surface dénudée de la roche crayeuse s'est recouverte d'une couche plus ou moins épaisse de ses résidus de dissolution dans la solution étendue de gaz carbonique que constitue l'eau de pluie. Ces résidus constituent le *terrain superficiel de la craie*, appelé encore l'*argile à silex*, et c'est dans celle-ci que notre échantillon a été ramassé, alors qu'il attendait la pulvérisation à laquelle il n'aurait pas échappé longtemps à la surface du sol et qui aurait remis en circulation les éléments calcaires et siliceux qui le constituent. M. l'abbé Collet, à qui je le dois et que j'en remercie sincèrement, l'a mis à l'abri de cette destinée au moins pour un petit moment et jusqu'à l'époque plus ou moins éloignée où il sera de nouveau en proie aux transformations qui font la base de tous les phénomènes géologiques.

Excitabilité électrique de la Vorticelle,

par M. Louis Lapicque.

Les Vorticelles sont excitables par le courant électrique, on l'a constaté depuis longtemps; si on fait passer l'onde induite d'une bobine de Ruhmkorff dans l'eau qui les baigne, on voit, en un clin d'œil, une rétraction totale de l'Infusoire : la collerette rentre dans la masse somatique qui prend la forme sphérique, et le pédoncule se raccourcit en tire-bouchon à une toute petite longueur.

Il m'a semblé intéressant d'étudier en détail cette excitabilité. Pour la physiologie générale, il est souvent précieux de pouvoir opérer sur un objet unicellulaire; mon prédécesseur Rouget, par exemple, a longuement observé la Vorticelle en vue d'expliquer la contractilité. Pour la physiologie comparée, il y avait à rechercher si on retrouverait sur un Protozoaire les lois de l'excitation électrique qui s'appliquent à tous les tissus des Métazoaires, comme je l'ai constaté au cours de ces dix dernières années[1].

[1] Je n'ai trouvé aucune recherche précise sur l'excitabilité électrique des Infusoires. Ce que Verworn (in *Physiologie générale*) désigne, après Kühne, sous le nom d'*excitation galvanique* pour ces êtres est, en réalité, une chose toute différente.

Vertébrés, Mollusques ou Crustacés, gastrocnémien ou cœur ou estomac de Batracien, pince ou queue de Décapode, pied ou manteau de Gastéropode ou d'Acéphale, tout organe est sensible au courant électrique suivant des conditions identiques, sauf une question de rapidité caractéristique du tissu considéré; et pour tous les tissus contractiles on peut exprimer les faits par une même formule mathématique, où le temps est affecté d'un coefficient spécial à chaque tissu. Les nerfs sont soumis à la même loi d'excitation, non seulement les nerfs moteurs, y compris les vaso-moteurs, mais encore les nerfs sensitifs et les nerfs inhibiteurs. Cette constance de la loi marque l'unité du phénomène, l'identité partout du processus physico-chimique par lequel l'électricité devient un excitant. Ce processus est-il encore le même chez les Protozoaires? La Vorticelle est tout indiquée pour ces recherches, en raison de sa réaction très nette; elle obéit en effet à la loi du «tout ou rien» suivant l'expression consacrée depuis les travaux de Marey sur l'excitabilité du cœur. L'excitation peut être trop faible, et alors il n'y a aucune réponse; mais dès qu'elle est suffisante, elle provoque la rétraction brusque et complète; pas de nuance, pas de gradation dans l'efficacité; la détermination du seuil, c'est-à-dire de l'excitation juste efficace (excitation *liminaire*), est ainsi précisée sans discussion[1].

Il y a seulement à ne pas se laisser tromper par les contractions en apparence spontanées qui se produisent de temps en temps. La répétition des essais suffit à éliminer l'erreur qui serait produite par la coïncidence approximative entre une excitation inefficace et une contraction spontanée.

J'ai fait avec M. Fauré-Fremiet une série d'expériences sur *Vorticella campanula*. Le dispositif était le suivant.

Les Infusoires sont disposées sous le microscope entre lame et lamelle dans de l'eau de fontaine; en maniant sous la loupe avec une pince le brin d'algue qui leur sert de support, on peut les orienter à peu près comme l'on veut. Le courant est amené par deux languettes d'étain laminé (papier à chocolat), qui se terminent sous la lamelle en face l'une de l'autre par deux sections rectilignes égales et parallèles. Les lignes de courant vont ainsi en ligne droite d'une électrode à l'autre à travers l'eau suivant une

(1) Cette loi du «tout ou rien» ne constitue pas une particularité classant, d'une part, le myocarde des Vertébrés et le style de la Vorticelle, d'autre part, la fibre striée des muscles volontaires des Vertébrés. Je me suis convaincu récemment que le classique gastrocnémien de la Grenouille, par exemple, rentre dans la loi du «tout ou rien» à la condition de considérer l'élément contractile qui est comparable au style de la Vorticelle, à savoir la fibre musculaire et non pas le complexe visible à l'œil nu que nous appelons un muscle, constitué par des milliers de ces fibres. Cette opinion a été avancée par Keith Lucas en 1905, reprise avec de nouvelles preuves par lui en 1909 et par Mines en 1913 (*Journal of Physiology*). Des observations d'un ordre tout différent et que je me propose de publier prochainement m'amènent à la même conclusion.

direction bien déterminée. On fait des passages de courant très brefs et nettement limités, au moyen d'un pendule spécial; l'intensité est réglable en empruntant à une batterie d'accumulateurs, au moyen d'un réducteur de potentiel, une force électromotrice plus ou moins grande.

Voici les faits que nous avons observés.

1° *Direction du courant.* — Le courant électrique n'agit qu'autant qu'il est longitudinal par rapport au style. Quand une Vorticelle est bien étalée parallèlement aux sections des électrodes, c'est-à-dire perpendiculairement au courant, il est pratiquement impossible d'obtenir une contraction. Quand on a un bouquet d'Infusoires disposés en éventail et qu'on fait croître graduellement une série d'excitations parties de plus bas que le seuil, on voit régulièrement que les individus orientés directement d'une électrode sur l'autre répondent les premiers; puis, sous des excitations successives toujours croissantes, on obtient graduellement la contraction d'individus orientés suivant des angles de plus en plus grands avec cette direction. Il ne peut être question de coïncidences fortuites entre la position et l'excitabilité individuelle, d'abord à cause du nombre des coïncidences; et puis, si un individu, primitivement orienté suivant un certain angle se développe, après contraction, sous un angle différent, il se comporte alors en raison de cette position nouvelle.

Chez les Métazoaires, il est établi que le courant n'agit que suivant la direction longitudinale des fibres soit musculaires, soit nerveuses.

2° *Sens du courant.* — Dans cette direction longitudinale, il y a lieu de tenir compte de la polarité.

Quand le pôle négatif est du côté de la masse somatique contenant le noyau, il faut, toute chose égale d'ailleurs, une intensité sensiblement deux fois plus faible que si le courant est tourné dans le sens contraire.

Sur les Métazoaires, il y a une loi de polarité très nette, qui porte le nom de Pflüger: l'excitation naît à l'électrode par laquelle sort le courant, à la *cathode*[1]. Par suite, l'intensité nécessaire est d'autant plus petite, toute chose égale d'ailleurs, que cette catode est à plus petite surface, que la densité du courant y est plus grande; la densité à l'autre électrode, à l'*anode,* n'importe pas pour l'excitation de fermeture.

Pour la Vorticelle, l'assimilation n'est pas immédiatement possible; d'abord, il n'y a point d'électrodes; l'objet excitable est plongé dans un milieu dont la conductivité, selon toute vraisemblance, est plus faible que

[1] Toutes les prétendues inversions et exceptions à cette loi sont des erreurs ou des apparences. Voir le remarquable travail de H. Cardot, «Les actions polaires dans l'excitation galvanique du nerf moteur et des muscles». Thèse de la Faculté des Sciences de Paris, 1912, et *Annales des Sciences naturelles*, t. XVII.

la sienne propre; ensuite nous ne savons pas quel est le point où naît l'excitation; et, en somme, il s'agit d'une excitation totale de l'organisme, comparable au point de vue éthologique, à un réflexe. La différence même des conditions offre là une matière intéressante à de nouvelles recherches sur l'excitation. Tout ce que nous pouvons retenir pour le moment est que l'action des deux pôles n'est pas équivalente.

3° *Relation entre la durée et l'intensité liminaires.*

Au delà de 2 centièmes de seconde, la durée est indifférente; l'intensité liminaire est la même pour 2, 4, 6 centièmes de seconde ou davantage[1].

Pour les temps plus courts, l'intensité doit être augmentée à mesure que le passage est plus bref, et de plus en plus vite à mesure que le passage se raccourcit. Voici les chiffres d'une expérience. (Au lieu de l'intensité, on lit le voltage liminaire dans chaque cas; la résistance restant constante, l'intensité lui est proportionnelle, sous réserve de la polarisation des électrodes, polarisation dont l'importance est ici très faible, étant données la brièveté des passages et la hauteur des potentiels employés. Les temps sont exprimés en millièmes de seconde.)

DURÉE. DE PASSAGE —	VOLTAGE LIMINAIRE. — volts.
50,00	10,5
21,00	10,5
10,70	11,7
7,10	14,5
3,60	18,5
2,85	21,5
2,15	25,0

La relation de ces deux séries de nombres pourrait être représentée d'une façon approximative par la formule (Hyperbole équilatère) dont Hoorweg, puis Weiss, se sont servis pour traduire la durée et l'intensité liminaire sur les nerfs et les muscles de l'Homme et de la Grenouille. Mais pour ceux-ci également, la formule hyperbolique est approximative et les expériences donnent, comme je l'ai montré, certains écarts systématiques. On retrouve les mêmes écarts, d'une façon générale, chez les Métazoaires; ce sont encore les mêmes qu'on retrouve ici dans les expériences sur la Vorticelle. La loi réelle du phénomène est donc identique.

4° *Chronaxie.* — Il y a chez les Métazoaires une vitesse caractéristique du processus d'excitation dans chaque cas particulier, ou, réciproquement,

[1] On ne pouvait pas, dans le dispositif de nos expériences, prolonger beaucoup la durée du passage, à cause de nos électrodes en étain, qui auraient fourni des produits d'électrolyse toxiques; peu importe, du moment qu'on a atteint la limite où la durée ne compte plus.

ce qui revient au même, il y a une certaine valeur particulière de la durée une *constante de temps,* comme disent les physiciens, qui caractérise un tissu excitable. J'ai proposé comme mesure de cette grandeur la durée de passage pour laquelle il faut juste doubler l'intensité (ou le voltage) suffisant pour les temps longs indifférents. Cette durée caractéristique que j'ai appelée *chronaxie* varie en général, pour les muscles, avec le temps qu'ils mettent à se contracter. Elle est, par exemple, de *trois dix millièmes de seconde* pour les muscles rapides de la Grenouille, de *deux centièmes de seconde* pour le pied de l'Escargot. Elle peut atteindre et dépasser la seconde sur les muscles lisses (estomac de Grenouille). Il y a lieu de déterminer une *chronaxie* pour l'excitabilité du style de la Vorticelle. A la température ordinaire, on la trouve égale à deux ou trois millièmes de seconde; c'est ce que l'on peut voir, par exemple, dans les chiffres de l'expérience ci-dessus. A titre de comparaison, disons que c'est à peu près la chronaxie de la pince de l'Écrevisse.

5° *Action de la température.* — Au moyen d'une platine à circulation d'eau (platine de Pfeffer), on peut varier et régler à volonté la température de la préparation. Si on mesure l'excitabilité de la Vorticelle à deux températures différentes, on observe une variation systématique. Si la température augmente, on voit, d'une part, que l'intensité nécessaire pour les temps longs (*rhéobase*) augmente; d'autre part, que la chronaxie diminue. Exemple :

A 7° Rhéobase 8,5 — Chronaxie 3,5.

A 16°,5 Rhéobase 10 — Chronaxie 1,8.

La chronaxie a doublé, à peu près, dans un intervalle de 10°.

C'est exactement ce que l'on observe chez les Métazoaires[1].

En résumé, s'il y a encore un certain nombre de comparaisons à réaliser, notamment sur l'action des courants progressifs, les points acquis paraissent déjà suffisants pour affirmer que le processus d'excitation électrique chez le Protozoaire étudié est le même que chez les Métazoaires en général.

(1) L. et M. Lapicque et G. Filon, *Soc. de Biologie,* 1910.